ПАРАЗИТОЛОГИЯ, I, 2, 1967

УДК 574/578

ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА

В. Михайлов

Институт паразитологии Польской Академии наук[1]

Паразитизм является своеобразной формой взаимосвязи между двумя организмами. Эта связь может быть временной или постоянной, она изменчива и подвержена эволюционному развитию. Для нее характерно двустороннее воздействие между организмами, причем один из них (хозяин) служит другому (паразиту) единственным или частичным источником питания и непосредственной средой обитания (среда первого порядка). Связь паразита с внешней средой обитания хозяина (среди второго порядка) осуществляется при участии организма последнего. Жизнедеятельность паразита в большей или меньшей степени отклоняет нормальное течение жизненных процессов хозяина, но, как правило, не приводит к его гибели.

Такое определение паразитизма является достаточно четким, чтобы среди многих родственных явлений, таких как симбиоз, мутуализм, комменсализм и др., выявить при его помощи, по крайней мере, основную массу систем «паразит—хозяин», наблюдающихся в животном мире.

Паразитизм очень распространен в природе. Ограничиваясь исключительно животными, паразитирующими на других животных, мы и тогда должны оценить число до сих пор описанных паразитов многими десятками тысяч. По Догелю и соавторам (1962), например, среди 19—20 тысяч известных видов простейших находится 3500—4000 видов паразитов. Из 65 классов животного царства — 11 состоит исключительно из паразитов. Если мы взглянем на «генеалогическое древо» животного мира, на котором определенным образом будут обозначены целиком или частично паразитические группы животных, мы убедимся, что паразитизм широко распространен и проявляется во всех почти типах и классах, кроме *Deuterostomia*. Одновременно мы заметим, что целые большие группы паразитов, разбросанные по всей системе животного мира, часто не только не связаны между собой переходными формами, но и вообще очень отдалены друг от друга и находятся при том на различных ступенях развития и организации. Паразитизм — несомненно явление полифилетическое, а отдельные группы паразитов происходят от различных свободноживущих предков и возникали независимо друг от друга, в различные периоды органической эволюции.

Нетрудно заметить, что среди классов, отрядов и других таксонов животного мира существуют такие, которые целиком состоят из паразитических видов (например, *Sporozoa* среди простейших, *Monogenoidea*, *Trematoda*, *Cestoda* — среди *Plathelminthes*). Наряду с этим существуют типы и классы, в которых отдельные отряды состоят из паразитов (*Ciliata*, *Flagellata*, *Nematoda*, *Arachnoidea*, *Insecta*), или же только отдельные семейства, роды или даже отдельные виды приспособились к паразитическому образу жизни (*Lamellibranchiata*, *Crustacea*, *Coelenterata*). Интересно, что это относится как к экто-, так и к эндопаразитам. Уже эти общие замечания могут обратить наше внимание на значимость эволюционной точки зрения на паразитизм, на важность и закономерность попыток объяснить, с одной стороны, происхождение и эволюционное развитие паразитизма в животном мире, а с другой — найти отражение общих закономерностей эволюции среди паразитов и даже обнаружить новые, специфические для паразитов ее стороны.

---

[1] Статья посвящена тысячелетию существования Польского государства.

Пытаясь в дальнейшем подтвердить правильность этого тезиса несколькими примерами, остановимся сначала на «больших» группах паразитов, а затем перейдем к явлению паразитизма «рассеянного».

Среди *Plathelminthes* мы находим классы, целиком состоящие из паразитических видов. Некоторые из них весьма обширны. Например, среди ленточных червей зарегистрировано теперь свыше 1700 видов. Происхождению и филогении паразитических *Plathelminthes* посвящено много работ. Из них следует выделить труд Быховского (1957), в котором дана убедительная схема соотношений классов плоских червей. В ней установлены главные соотношения родства между отдельными классами (*Monogenoidea*, *Gyrocotyloidea*, *Cestodaria*, *Cestoda*), причем *Trematoda* рассматривается как группа, довольно отдаленная от традиционно с ними объединяемых *Monogenoidea*. Как общих предков всех паразитических *Plathelminthes* надлежит теперь рассматривать гипотетических свободноживущих примитивных *Turbellaria*. Подобные построения имеют гипотетический характер, так как паразитолог обычно лишен данных из области палеонтологии и должен свои взгляды подтверждать доказательствами морфологического, сравнительно-анатомического и биологического характера. Большую помощь может оказать применение метода, доступного только паразитологам, — анализ специфичности паразитов к их современным хозяевам, а также филогенетическое развитие этих хозяев на палеонтологическом материале. Филогенетические соотношения между паразитическими простейшими, причисленными раньше к *Sporozoa*, подробно рассматривались с применением этих методов Догелем и соавторами (1962), Раабе (Raabe, 1964).

Несмотря на трудности, вызванные прежде всего отсутствием сведений палеонтологического характера, и благодаря применению этого специфического для паразитологии метода, постепенно выявляются филогенетические отношения в отдельных группах паразитов, а также их связь со свободноживущими предками. Все эти данные относятся несомненно к области макроэволюции животного мира, помогают ее познанию.

Эволюционная паразитология не ограничивается, однако, этой областью исследований. Она одновременно рассматривает проявление действия общих и отдельных закономерностей эволюционного развития в мире паразитов. Одни из них подтверждают ранее открытые законы эволюции; например, закон необратимости эволюции (закон Долло) находит полное применение в паразитологии. «Упрощение» строения многих паразитов никак нельзя рассматривать как возврат к свойствам более примитивных предков. Оно является своеобразным приспособлением к паразитическому образу жизни и, кроме того, обычно сопровождается развитием очень специализированных и тонких свойств физиологического типа. Неизвестные нам случаи обратного перехода от паразитизма к свободному образу жизни можно рассматривать как своеобразную биологическую сторону в основном морфологического закона Долло. В эволюционной паразитологии находят свое подтверждение и такие закономерности, как филогенетическая изменчивость органов (редукция, интенсификация функции), описанные Северцовым, как правила приспособительной радиации и т. п. Некоторые закономерности выявляются при этом среди паразитов очень своеобразно. Например, редукция органов, направленная в эволюции, как правило, на органы, ставшие «лишними» или «ненужными», у многих паразитов имеет часто явно приспособительный характер, определяющий возможность дальнейшего развития в направлении паразитизма. К этому типу редукции можно отнести, например, редукцию раковины у эндопаразитических *Gastropoda* или хитиного покрова у паразитирующих *Rhizocephala*. Своеобразный характер приобретают в виде паразитов так называемый биогенетический закон Геккеля—Мюллера и законы филэмбриогенеза Северцова. Об этом свидетельствуют некоторые паразитогенетические правила, такие как правило Яницкого (Janiszewska, 1949) и др. Интересно, что так называемая теория церкомера Яницкого (Janicki, 1920) до сих пор не утратила своего значения. Существуют несомненно и другие «собственные» закономерности эволюционного порядка, действующие в мире паразитов. Некоторые из них относятся ко всем паразитам (например, необратимость паразитизма как биологического явления), иные — только к определенным их группам.

Рассматривая приспособления *Ciliata* к паразитическому образу жизни, Раабе (Raabe, 1947) отмечает среди них такие тенденции, как развитие тигмотактизма, специальных прикрепительных органоидов, редукция или специализация ресничек, изменение ротового отверстия и астоматизм, изменение формы тела и т. п.

Приведенные примеры, круг которых можно значительно расширить, указывают на дальнейшие возможности обогатить наши сведения о макроэволюции путем исследования мира паразитов.

Отдельные паразитические семейства, роды или виды среди основной массы близкородственных свободноживущих форм, мы находим среди *Lamellibranchiata*, *Crustacea*, *Ciliata*, *Flagellata*. Особый интерес с эволюционной точки зрения представляют отдельные паразитические роды или виды животных, «вкрапленные» в группы в основном свободноживущих форм. Сопоставляя их строения и образ жизни с таковыми родственных свободноживущих организмов, мы можем собрать интересные сведения о путях возникновения «разрозненного» паразитизма, о изменениях структуры и функции появляющихся при переходе к паразитическому образу жизни и, кроме того, о процессах специации и макроэволюции вообще.

Подходящей «моделью» для таких исследований являются некоторые виды *Euglenoidina* (*Flagellata*), паразиты циклопов (*Copepoda*, *Cyclopidae*). Среди них находятся виды, более или менее отдаленные от свободноживущих *Euglenoidina* (*Astasia*, *Dinema*, *Anisonema*). Кроме того, некоторые из них паразитируют в пищеварительном канале циклопов, другие — в яйцах, носимых их самками, или же, наконец, в вылупливающихся из этих яиц личинках хозяев. Сопоставление черт их строения и циклов развития позволяет отметить не только влияние на них паразитического образа жизни вообще, но и воздействие способа становления паразитом. Таким образом, можно получить кое-какие данные относительно полигенического характера паразитизма, проявляющегося в различных путях проникновения в хозяина. В данном случае особо благоприятным для желательных сопоставлений этого рода является факт, что полигеническое происхождение паразитизма ограничено сравнительно узким кругом одних и тех же паразитов (*Euglenoidina*) и хозяев (*Copepoda*).

В дальнейшем мы рассмотрим циклы развития некоторых представителей паразитических *Euglenoidina*, начиная с паразитов кишечника циклопов и переходя затем к паразитам их яиц и личинок. Известные до сих пор циклы развития кишечных паразитов циклопов, принадлежащих к одному роду *Astasia*, можно расположить в порядке, отражающем в какой-то мере степень их приспособленности к паразитизму. Мы ограничимся 3 примерами отдельных видов (из 8 известных). В цикле развития *Astasia norvegica* Mich. — паразита циклопов (видов, принадлежащих к родам *Eucyclops* и *Macrocyclops*) из озер окрестностей Осло мы различаем два звена — трофическое и генеративное (рис. 1). В течение трофической части цикла жгутиконосец паразитирует 3—5 дней в кишечнике хозяина, достигая длины 90—130 мк. В вакуоли этих форм наблюдается остаточная редуцированная ресничка, производящая медленные движения, содействующие экскреторной функции простейшего. Во время генеративного, свободного периода цикла *A. norvegica* покидает хозяина и после пятикратного палинтомического деления образует 32 дочерние особи, которые превращаются в жгутиковые оседлые формы, прикрепленные к дну «стебельками». С помощью большого жгутика они производят очень сильные колебательные движения, «приманивая» пожирающего

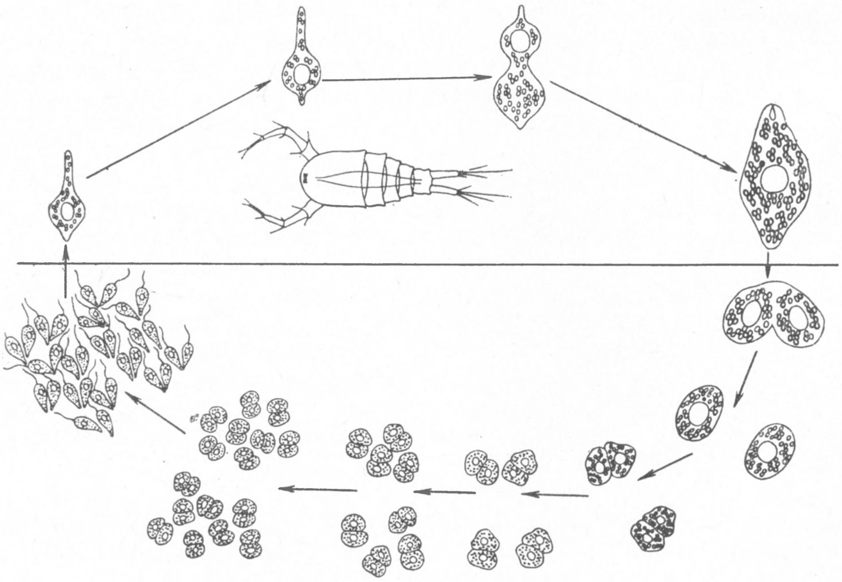

Рис. 1. Цикл развития *Astasia norvegica* Mich. (схема).

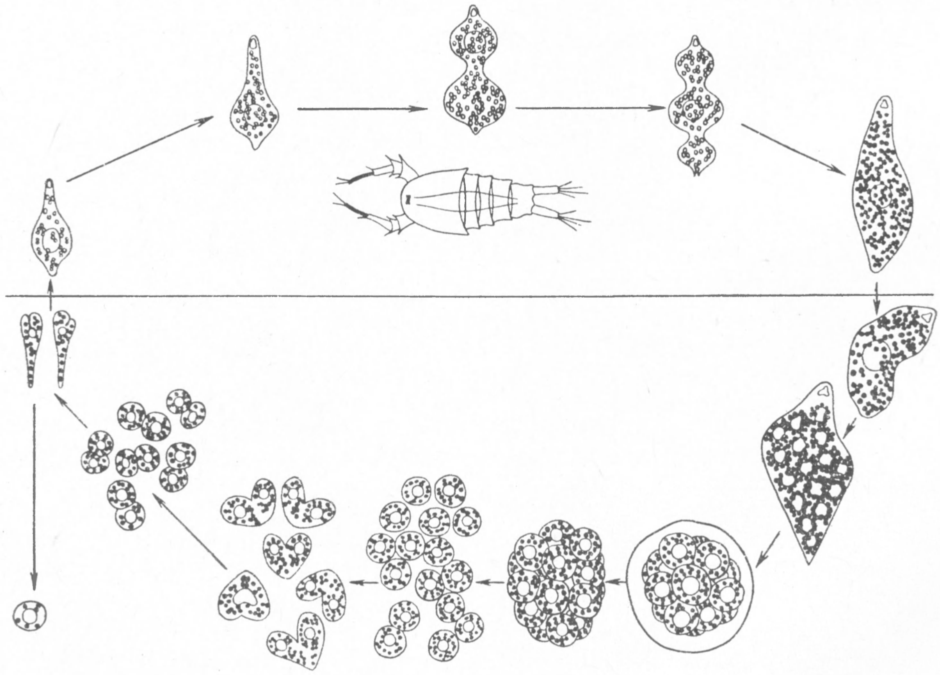

Рис. 2. Цикл развития *Astasia cyclopis* Mich. (схема).

их хозяина. Таким образом, в течение 4—7 дней завершается полный цикл развития паразита. Особи, не заглоченные хозяевами, погибают в течение дальнейших нескольких дней (Michajłow, 1965).

Иначе складывается цикл развития *Astasia cyclopis* Mich. паразита циклопов, главным образом видов рода *Eucyclops* из водоемов Польши (рис. 2). Паразитирующая форма длиной около 125 мк, покинув кишечник хозяина, образует нечто вроде цисты, под оболочкой которой путем синтомии образуется 16 дочерних особей. Покинув оболочку, они проходят еще одно палинтомическое деление и образуют, таким образом, 32 жгутиковые формы, энергично колеблющиеся на «стебельках». Полный цикл развития продолжается 11—13 дней (Michajłow, 1956, 1957).

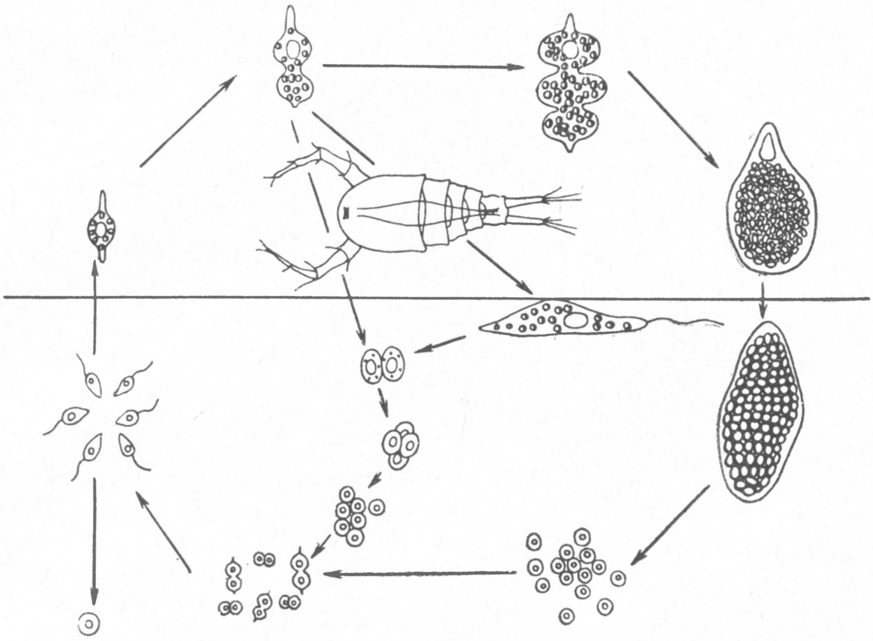

Рис. 3. Цикл развития *Astasia sophiensis* Mich. (схема).

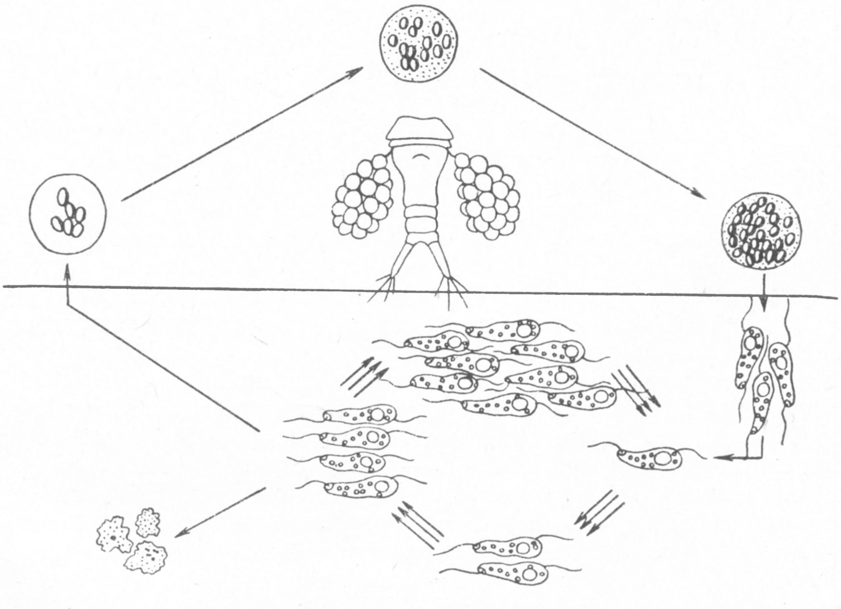

Рис. 4. Цикл развития *Dinema agile* Mich. (схема).

Astasia sophiensis Mich. представляется видом, далеко продвинувшимся на пути паразитизма. В генеративном звене цикла из одной особи образуется синтомическим путем одновременно несколько сот дочерних форм, причем они проходят затем еще одно палинтомическое деление, прежде чем образуют жгутиковые формы (рис. 3). Одновременно у паразитирующих форм этого вида мы находим стигму, характерную для свободноживущих *Euglena*, а преждевременно покидающие кишечник хозяина паразиты, такие как *A. norvegica* (Michajłow, 1965), могут размножаться путем палинтомии.

Сопоставляя свойства перечисленных и других паразитических видов рода *Astasia* и свободноживущих *Astasia* и *Euglena*, мы должны отметить большие размеры паразитирующих форм, к тому же буквально начиненных зернами парамила, запаса которого должно хватить на удовлетворение жизненных потребностей свободных жгутиковых дочерних форм. Бросаются в глаза одновременно малые размеры последних, своеобразие их формы (веерообразная, часто со стебельком) и стереотипное движение жгутика. Появился характерный длительный цикл развития, новый для этой группы способ размножения (синтомия), тонкие физиологические приспособления к образу жизни, как например, специфичность к определенным видам хозяев. Из числа 16 до сих пор описанных видов паразитов яиц циклопов мы остановимся на трех.

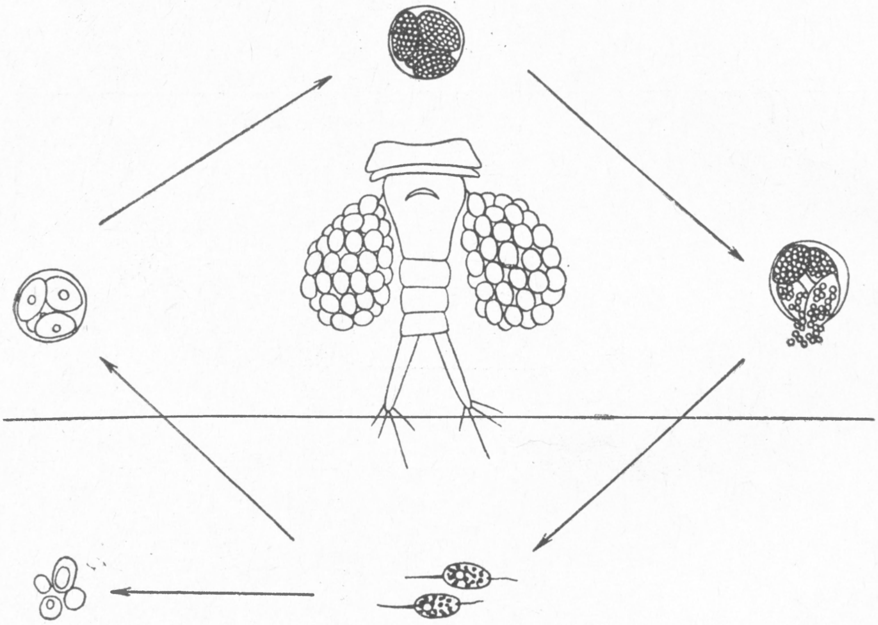

Рис. 5. Цикл развития *Anisonema parasiticum* Mich. (схема).

Dinema agile Mich. из водоемов Италии, Англии, Финляндии является временно-облигатным паразитом. Найдя хозяина благодаря своеобразной таксии и проникнув в яйцо циклопа, утратив здесь оба жгутика, *D. agile* размножается палинтомически, заполняя почти все яйцо. Дочерние особи пассивно покидают разлагающиеся оболочки яйца через 3—4 дня после овладения им. Они только в воде приобретают оба жгутика и могут сейчас же завладеть новым хозяином (рис. 4). Но если таковой отсутствует в культуре, жгутиконосец может размножаться делением в воде в течение нескольких поколений (до 10—15 дней), и только после этого вся популяция погибает, что указывает на облигатный характер паразитизма вида (Michajłow, 1965). У *Anisonema parasiticum* Mich. — вида, найденного до сих пор только у *Ectocyclops phaleratus* (Koch) в малом Балатоне, после проникновения в яйцо хозяина образуется циста. Цист может быть несколько в одном яйце. В течение 2—3 дней путем синтомии в каждой из них образуется 30—32 дочерние особи, которые сначала выходят из цист, а затем покидают пассивно оболочку яйца (рис. 5). В воде они превращаются в типичные формы с двумя жгутиками, похожие на родственные виды того же рода (Michajłow, 1965).

Цикл развития *Parastasiella velox* Mich. (рис. 6) из яиц *Thermocyclops hyalinus* (Rehberg) из Балатона характерен тем, что цисты, образующиеся в яйцах хозяина и содержащие около сотни синтомически образовавшихся дочерних особей каждая, имеют форму груши.

Их конусообразные отростки (рис. 7) выходят за пределы оболочки яйца. Под влиянием одновременного сильного движения особей, обладающих уже в цистах жгутиком, происходит прорыв конуса и паразиты сильной струей в течении кратчайшего времени выбрасываются наружу (Michajłow, 1965).

Паразиты яиц принадлежат к нескольким родам *Euglenoidina*, содержащим многие свободноживущие виды. Это указывает на их сравнительно недавный переход к паразитизму. *Euglenoidina* — паразиты яиц циклопов, сильно разнятся между собой морфологическими признаками, что объясняется их полифилетическим происхождением. Но мы отмечаем у них следующие общие черты, вызванные переходом к очень своеобразному паразитизму: сильное уменьшение размеров тела (миниатюризация), что, вероятно, связано с необходимостью проникновения через оболочку яйца, к которому паразитов направляет специфический таксис, продолжительность своеобразного цикла развития, в котором (у облигатных паразитов) можно различить трофически-генеративное и подвижно-генеративное звено. Образование цист и синтомия представляются свойствами более «старых» паразитов, более приспособившихся к паразитизму. Для всех видов характерны таксис в отношении яиц циклопов и специфичность к хозяевам.

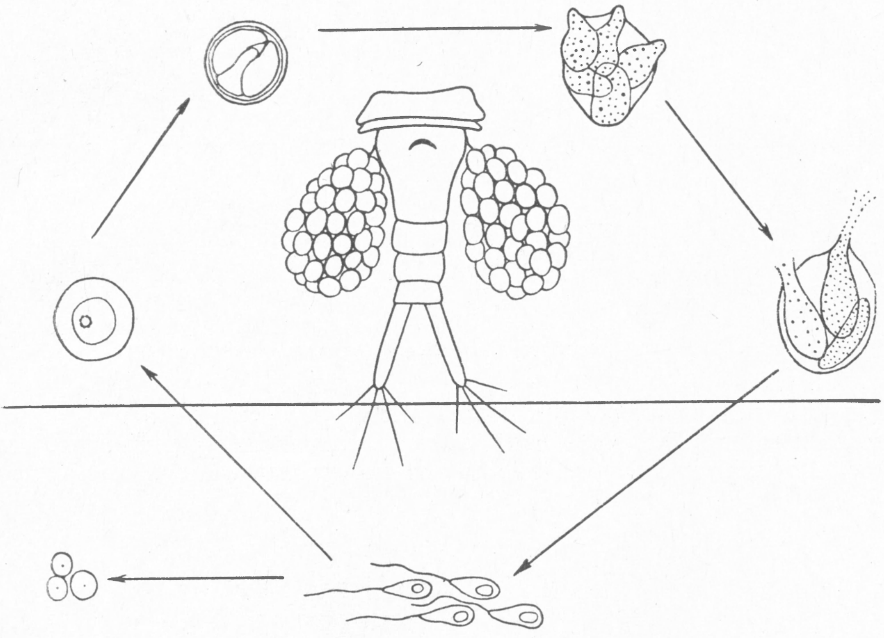

Рис. 6. Цикл развития *Parastasiella velox* (Mich.) (схема).

В основном те же черты мы находим у описанных 12 видов паразитов личинок циклопов. Однако они не останавливают процесса эмбриогенеза в яйцах (хотя иногда и тормозят его) и, пребывая в это время в состоянии полной или частичной инактивации, «позволяют» личинкам образоваться в яйце и вылупиться. Однако и здесь отмечается известная «градация» степени паразитизма. У *Naupliicola truncans* Mich., чаще всего встречающегося у *Eucyclops serrulatus* Mich. в различных странах (Югославия, Германия, Гана), паразиты размножаются палинтомически уже в формирующимся в яйце зародыша науплиуса (рис. 8); личинка, однако, погибает сразу после выхода из яйца или даже вылупливается уже мертвой и начиненной паразитами (рис. 9). Мелкие одножгутиковые формы пассивно покидают разлагающиеся покровы науплиуса и в течение нескольких дней, пока не проникнут в яйца хозяина, медленно плавают в воде (Michajłow, 1965a).

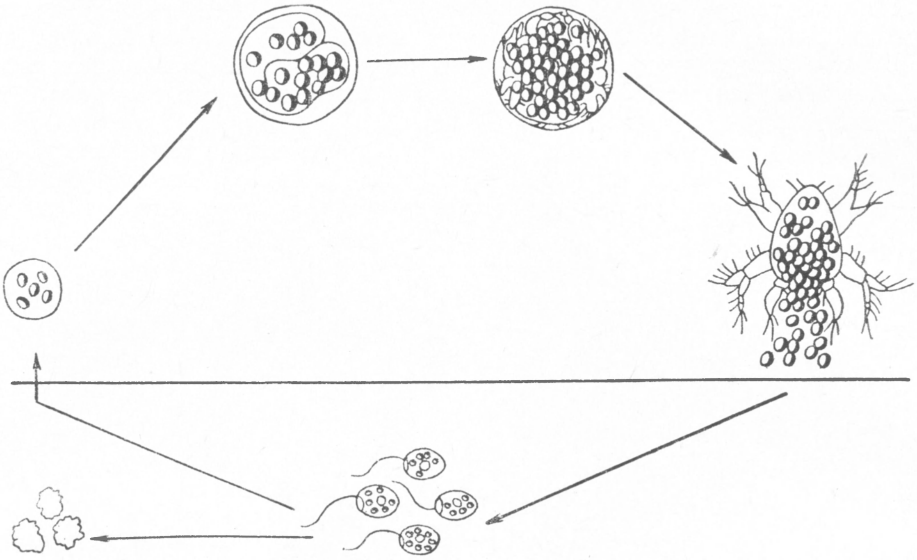

Рис. 8. Цикл развития *Naupliicola truncans* Mich. (схема).

Цикл развития *Naupliicola necans* Mich. (рис. 10), паразита личинок различных видов *Cyclopidae*, широко распространенного в Европе, отличается от предыдущего тем, что палинтомия паразита начинается только в вылупившейся личинке, которая гибнет через 4—7 дней после этого, иногда даже слиняв несколько раз. Весь цикл развития этого вида продолжается 10—25 дней (Michajłow, 1965a).

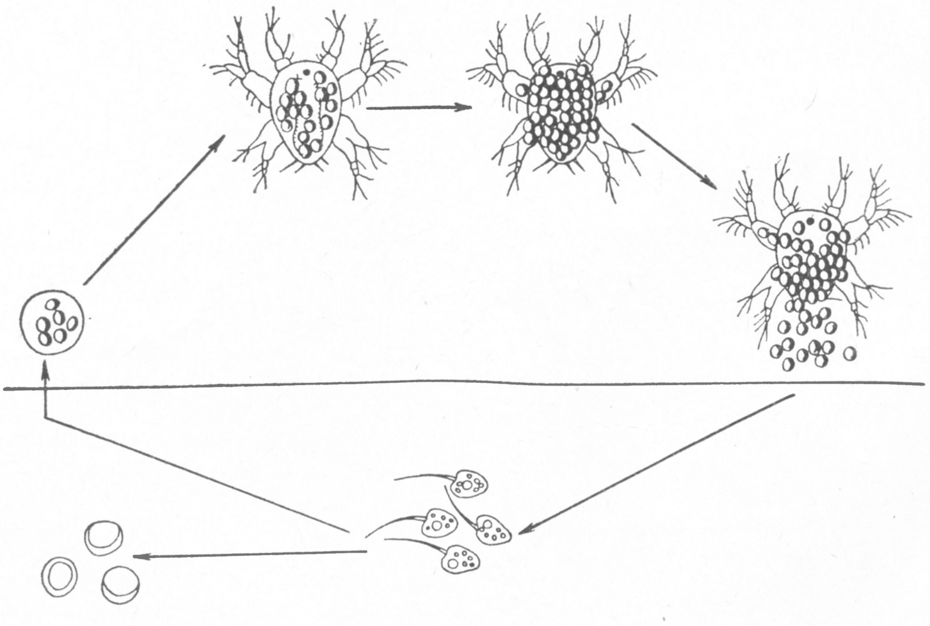

Рис. 10. Цикл развития *Naupliicola necans* Mich. (схема).

Иначе протекает цикл развития *Naupliicola cystinatus* Mich. (рис. 11) в личинках *Cyclops vicinus* Ulj. из водоемов Варшавы. После вылупления

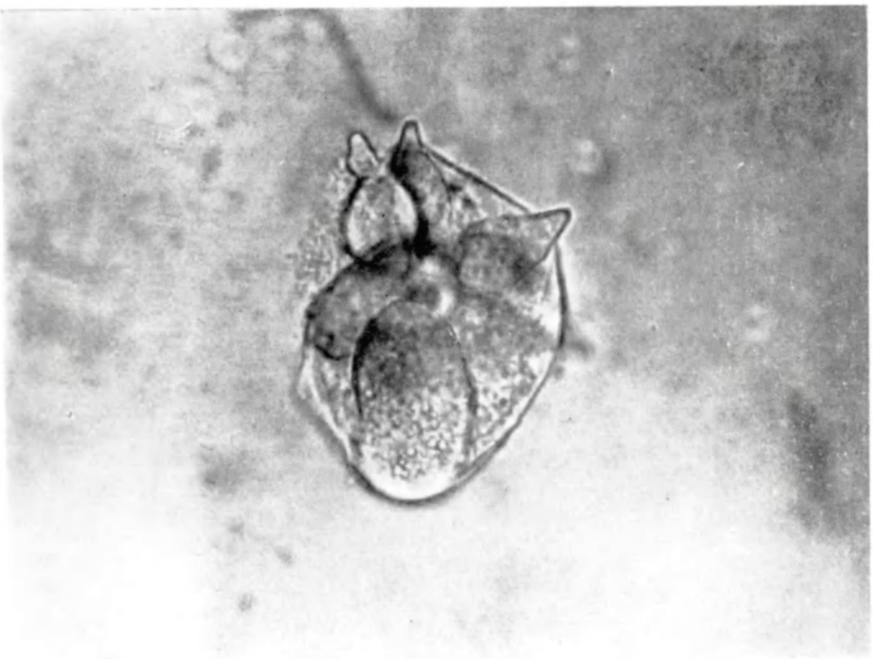

Рис. 7. Цисты *Parastasiella velox* (Mich.) в яйце циклопа.

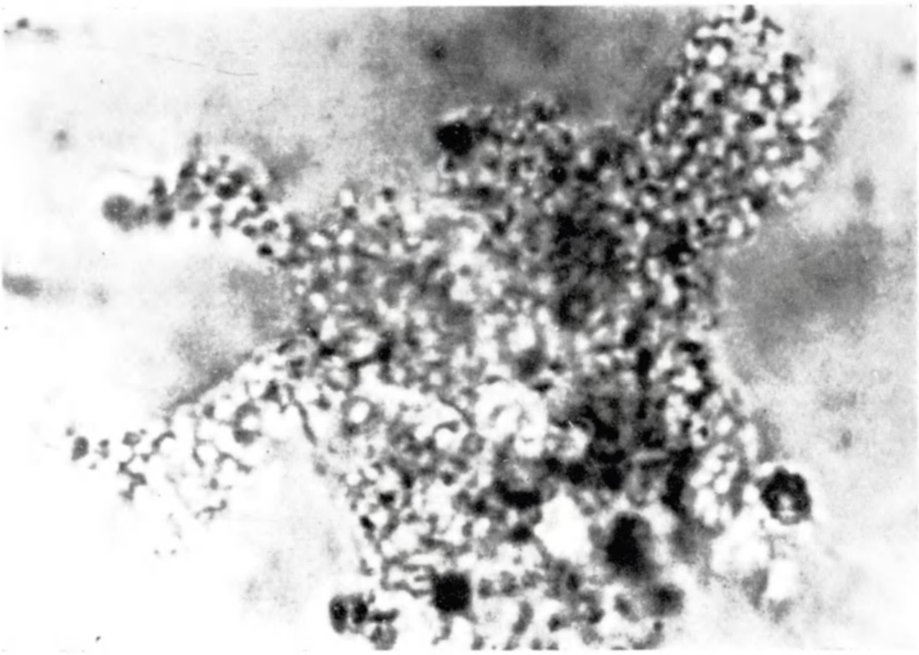

Рис. 9. Мертвая личинка циклопа «начиненная» *N. truncans* Mich.

науплиуса из зараженного яйца циклопа паразит производит путем палинтомии до нескольких десятков дочерних особей, которые растут и образуют цисты. В каждой из этих цист образуется синтомически 7—20 следующих особей, которые затем покидают цисты, уже обычно выплывшие из оболочек мертвого науплиуса (Michajłow, 1966). Жгутиковые формы *Naupliicola ocelli* Mich. из водоемов окрестностей Берлина, проникнув в яйцо циклопа, теряют жгутики, не развиваются, а затем попадают в прозрачную часть науплиего глазка и здесь образуют цисту, содержащую 40—50 особей, возникших путем синтомии. Они покидают затем цисту и размножаются в полости тела личинки циклопа палинтомически. Если они заполняют ее целиком и она погибнет, часть паразитов покидает пассивно ее оболочки и живет свободно в воде, другая часть (иногда значительная) погибает в них. Если же максимум размножения совпадает с периодом линьки личинки, она целиком разрушается паразитами тотчас, после того как сбросит хитиновую оболочку, и тогда все паразиты выходят в воду (рис. 12). Течение и изменчивость цикла развития указывают на существование у этого вида очень специализированных приспособлений к паразитизму (Michajłow, 1966). Своеобразие и отсутствие близкородственных свободноживущих видов указывают на сравнительную древность паразитов личинок *Copepoda*, для которых пришлось образовать новый род (*Naupliicola*) и новое семейство (*Embryocolidae*) так, что уже обнаруживаются процессы макроэволюционного порядка. В то время как у представителей рода Astasia мы находим некоторые нормальные признаки палингенетического порядка (например, существование остаточной реснички у *A. norvegica*) или такие же признаки при отклонениях от норм развития (жгутиковые формы, похожие на *Euglena* у *A. sophiensis*, имеющие стигму, их прямое деление и т. п.), у представителей *Embryocolidae* эти признаки трудно обнаружить.

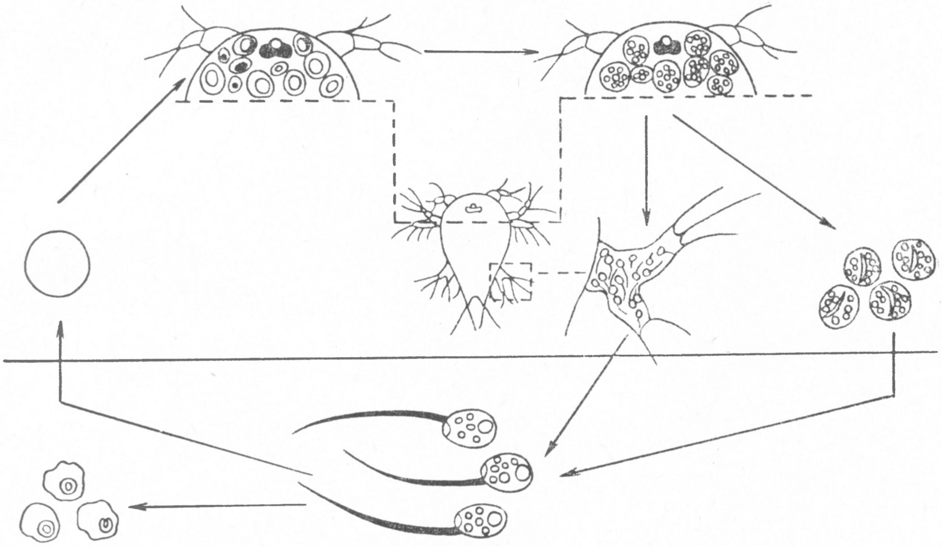

Рис. 11. Цикл развития *Naupliicola cystinatus* Mich. (схема).

Несмотря на разнообразие способов паразитирования, у всех *Euglenoidina* — паразитов *Copepoda* можно найти общие черты и обнаружить совместные тенденции развития. Кроме общего усложнения цикла развития и его значительной продолжительности, кроме появляющейся специфичности к хозяевам, сюда следует отнести тенденцию к переходу от типичной для *Euglenoidina* палинтомии, к синтомическому размножению. Так как эта тенденция проявляется во всех независимых друг от друга родах и при каждом из трех способов паразитирования, уместно говорить о выявляющейся в этом случае биологической гомологии, возникшей благодаря переходу к паразитическому образу жизни.

С эволюционной точки зрения интересны, конечно, и те явления, которые происходят внутри видов и относятся уже к области микроэволюции. Это прежде всего внутривидовая изменчивость паразитов. Ей посвящено столько работ, что мы сможем обратить внимание только на главнейшие их направления. Известно, что внутривидовая изменчивость паразитов может иметь морфологический или же только физиологический характер (физиологические расы и виды паразитов). Иногда она представляет определенную прогрессивную тенденцию, например, встречающееся иногда у *Astasia norvegica* явление нерасхождения дочерних особей, образовавшихся палинтомически, но соединенных некоторое время в своеобразном клубке (переход к синтомии?). Изменчивость паразитов может зависеть как от среды второго порядка, так и от организма хозяина. Особенно интересны многочисленные сведения о изменчивости паразитов в зависимости от вида, возраста, пола и общего состояния хозяина, так как они как раз характерны только для материала, с которым работают паразитологи. Нам известно, что большой изменчивости подвергается специфичность паразитов и хозяев, например, среди *Copepoda* и личинок лентецов (Michajłow, 1932, 1965в), что сама система «паразит—хозяин» изменчива в зависимости от фенологических (Kisielewska, 1957), экологических и зоогеографических факторов (Guttowa, 1961). С этим связано явление паразитологического викариата, состоящее в том, что в разных географических областях различные виды животных играют роль главных или вспомогательных хозяев. Выявлению этих соотношений может служить, между прочим, выработанный нами метод перекрестных инвазий географически отдаленных хозяев и паразитов (Michajłow, 1963; Guttowa, Michajłow, 1964b), который показал, что специфичность тех же самых видов хозяев (в данном случае *Copepoda* и личинок цестод) подвержена географической изменчивости и что данные партнеры, никогда практически не встречающиеся в природе, могут в эксперименте образовать системы «паразит—хозяин» различного типа и разной специфичности. Явление викариата, наоборот, состоит в том, что тот же самый хозяин (например, *Mesocyclops leuckarti*) в разных географических районах является носителем разных видов того же рода паразитов (например, *Naupliicola necans* в Италии, *N. elongatus* Mich. в Египте и *N. cystinatus* в Гане).

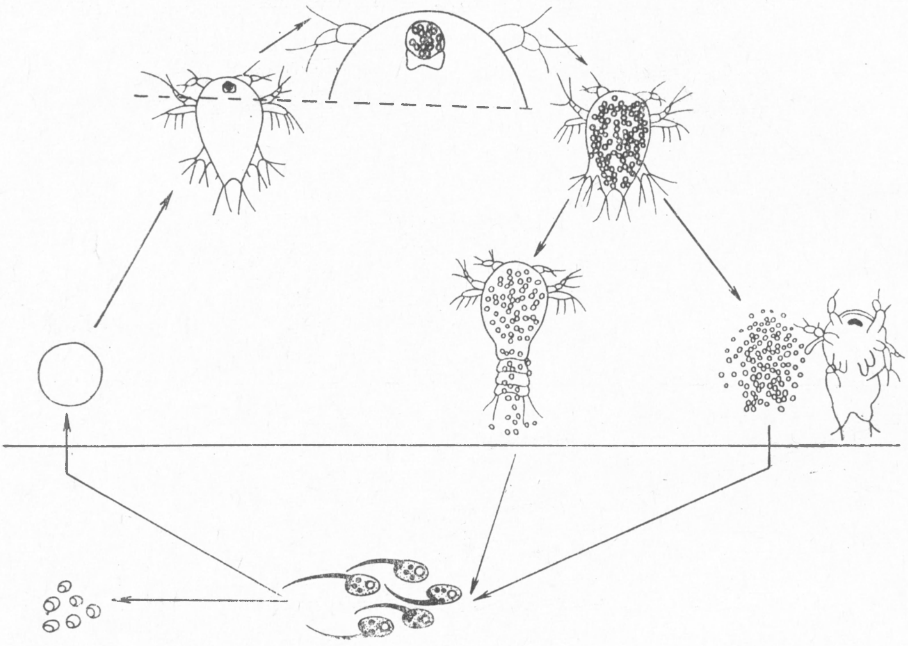

Рис. 12. Цикл развития *Naupliicola ocelli* Mich. (схема).

Как известно, в эволюционной теории большую роль играет вопрос внутривидовых и межвидовых отношений в борьбе за существование. Эти отношения можно наблюдать (иногда особенно четко) в паразитоценозах, о чем сообщают многочисленные авторы. Начатые Павловским и Гнездиловым опыты на лентецах и собаках (1950, 1953) были затем повторены и расширены на различных паразитах и хозяевах. Нам удалось убедиться в том, что внутривидовые отношения качественно одинаковы и в популяциях *Astasia cyclopis* из кишечника циклопов и в популяциях личинок *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) из полости тела тех же циклопов, причем борьба за существование среди особей не приводит к гибели отдельных экземпляров, и популяция реагирует как некое целое (Michajłow, 1953, 1957). Соотношения популяций двух видов личинок цестод в полости тела циклопа может иметь антагонистический характер (Михайлов, 1959). Всей обширной литературы по этим вопросам привести, конечно, невозможно. Следует отметить только большие методические возможности наблюдений и опытов по вопросам межвидовых и внутривидовых отношений именно на паразитологическом материале (замкнутая, хорошо контролируемая среда — организм хозяина, возможность регулировать численные соотношения и т. п.).

Многочисленные литературные данные и собственные наблюдения приводят нас к убеждению, что естественный отбор действует не только отдельно на паразитов (особенно если в их цикл включено звено жизни в свободной среде) и на их хозяев, но и на систему «паразит—хозяин» как биологическое целое (Michajłow, 1960). В самом деле, если бы отбор действовал только отдельно на каждого из партнеров этой системы, мы имели бы дело со вспышками паразитизма, оканчивающимися гибелью паразитов, «побеждаемых хозяевами», или же быстрой гибелью популяций хозяев, а следовательно, и целых систем. Однако мы наблюдаем иную картину. Например, массовое и почти повсеместно наблюдающееся заражение щук различными видами цестод рода *Triaenophorus*, хотя возможно и угнетает в какой-то степени жизнедеятельность отдельных особей хозяина и изменяет общую жизнедеятельность всей популяции, но не приводит к ее гибели. Известное неустойчивое равновесие и взаимная изменчивая приспособленность паразита и хозяина являются обычно свидетельством древности образуемой ими системы (Michajłow, 1962). Паразитизм приобретает черты, приближающие его к симбиозу.

Эта чисто теоретическая точка зрения может казаться неприемлемой для тех, кто посвящает свои силы борьбе с паразитарными заболеваниями человека и домашних животных. Но она ни в коем случае не должна их демобилизовать. Ведь человек и домашние животные — эволюционно очень молодые виды, а соотношения в образуемых ими с паразитами паразитарных системах носят острый и опасный для них характер. Кроме того, цивилизационная подвижность человека постоянно подвергает его и разводимых им животных к столкновению с особо опасными паразитами. Они к тому же снижают у домашних животных те качества, которые образованы человеком путем искусственного отбора (например, молочность коров при фасциолёзе), а затем — основные жизненные процессы. Применение эволюционной точки зрения в практической паразитологии кажется уже только поэтому обоснованным и полезным.

Значение эволюционных идей в общей паразитологии я старался, насколько это было возможно в кратком обзоре, продемонстрировать, на приведенных, мало известных среди биологов примерах. Они показывают, что в паразитологии намечается направление, которое можно было бы назвать эволюционной паразитологией.

Литература

Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л.: 1—509.

Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. 1962. Общая протозоология. Л.: 1—464.

Михайлов В. 1957. О некоторых приспособлениях Astasia cyclopis Michajłow (Flagellata) к паразитическому образу жизни. Тр. Лен. Общ. Естеств. 73: 121—128.

Михайлов В. 1959. Межвидовые взаимоотношения личинок двух видов цестод в промежуточном хозяине. Зоол. Журн., 38 (6) 842—845.

Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. 1951. Выживаемость лентецов при различной интенсивности заражения ими собак. В кн. Чтения им. Н. А. Холодкского, 1950, М.—Л.: 3—16.

Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. 1953. Внутривидовые и межвидовые отношения среди компонентов паразитоценоза кишечника хозяина. Зоол. Журн. 32 (2) : 165—174.

Janicki K. 1920. Grundlinien einer «Cercomer-Theorie» zur Morphologie der Trematoden und Cestoden. Festschr. f. Zschokke, 30 : 1—22.

Janiszewska J. 1949. Reguły parazytogenetyczne. Reguła Janickiego. Zool. Polon. 5, 3 : 31—34.

Guttowa A. 1961. Potential intermediate hosts (Copepoda) of the broad tapeworm of man Diphyllobothrium latum (L.) in Norway. Nytt Mag. for Zool., 10 : 57—62.

Guttowa A. Michajłow W. 1964a. Experimental infection of Copepoda from water bodies in Hanoi (Vietnam) with the larvae of Triaenophorus nodulosus (Cestoda) from Mazurian lakes (Poland). Acta Parasit. Polon. 12 : 357—362.

Guttowa A. Michajłow W. 1964b. Experimental infection of Copepoda from Tbilisi (USSR) with the larvae of Triaenophorus nodulosus from Mazurian lakes (Poland). Acta Parasit. Pol. 12 : 195—199.

Kisielewska K. 1957. Influence of some factors on the survival and invasity of eggs of the tapeworm Drepanidotaenia lanceolata (Bloch) and the further development of larvae from such eggs. Acta Parasit. Pol. V : 585—596.

Michajłow W. 1932. Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers hôtes intermediaires de Tr. nodulosus Pall., Ann. de Parasitol., X : 334—344.

Michajłow W. 1953. O stosunkach wewnątrzgatunkowych w populacjach procercoidow Triaenophorus lucii (Müll.). Acta Parasitol. Pol., 1 : 1—26.

Michajłow W. 1956. Cykl rozwojowy Astasia cyclopis n. sp. Acta Parasitol. Pol., 4 : 1—58.

Michajłow W. 1957. Dalsze dane o biologii pasożyta Copepoda — Astasia cyclopis Michajłow, 1956 (Flagellata). Acta Parasitol. Pol. 5 : 527—550.

Michajłow W. 1960. Pasożytnictvo a ewolucja, PWN : 1—458.

Michajłow W. 1962. Species of the genus Triaenophorus (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. Acta Parasitol. Pol. X 1 : 1—38.

Michajłow W. 1963. Results of Experimental Infecting of Copepoda from Hausersee (Switzerland) with the Larvae of Diphyllobothrium latum (L) (Cestoda), Bull. Acad. Pol. Sci., 11, 7 : 347—351.

Michajłow W. 1965. Problems of evolution of life cycles of some species of Euglenoidina, the parasites of Copepoda. Acta Parasit. Pol., 13, 30 : 295—312.

Michajłow W. 1965a. Naupliicola necans g. n., sp. n. and Naupliicola truncans sp. n. (Euglenoidina) — Parasites of Copepod Larval Forms. Bull. Acad. Polon. Sci., 13, 4 : 235—242.

Michajłow W. 1965b. Les Copepodes en tant que premiers hôtes intermediaires du genre Triaenophorus (Cestoda) Pseudophyllidaea. Bull. Mus. Nat. d Hist. Natur. 37, 3 : 533—538.

Michajłow W. 1966. Naupliicola cystinatus sp. n. (Euglenoidin) — a parasite of Copepod larval from the area of Warsaw, Bull. Acad. Pol. Sci., 14.

Michajłow W. 1966a. Naupliicola ocelli sp. n. (Euglenoidina, Embryocolidae) — parasite of Copepod larvae. Acta Parasitol. Pol., 14.

Raabe Z. 1947. Drogi przystosowań morfologicznych do życia pasożytn ego wśród wymoczków. Annales UMCS, 2, 13 : 299—411.

Raabe Z. 1964. Zarys protozoologii, PWN. 1—283.

EVOLUTION OF PARASITISM

W. Michajłow

SUMMARY

Quoting the definition of parasitism as a biological fact, the author describes range of extention of parasitism in the nature and forms of its appearance. Among zoozooparasites we can distinguish such which form large, tight systematic units (*Cestoda*). Studies in their philogenesis and regularity of evolution give a good deal of information concerning megaevolution of organisms including those specific for parasites. The evolution of parasitism within the compass of small systematic units (species, genus), that is macroevolution, has been illustrated by the example of *Euglenoidina* — parasites of intestin, eggs and larval forms of *Copepoda*, as well as by their complex life cycles. Considering the problem of speciation and microevolution, the author discusses exemplarly some facts such as: mutability within a species, intraspecific and infraspecific relations and struggle for life. The author introduces a thesis saying that the natural selection influences not only each partner of the system «parasite—host» but also the system itself as some biological unit.